Premières investigations sur la structure spatiale et saisonnière des peuplements de poissons des fonds meubles du golfe de Beauduc (Camargue, France)

par

Cécile VACQUIER (1, 2), Delphine MAROBIN-LOUCHE (1),
Gaël HEMERY (1) & Yves LETOURNEUR (2)

RÉSUMÉ. - L'inventaire qualitatif de la faune ichtyologique a été entrepris dans le Parc naturel régional de Camargue, situé dans le delta du Rhône. La présente étude concerne l'ichtyofaune benthique du golfe de Beauduc, aux profondeurs de 10 et 20 m. C'est la première qui tient compte des paramètres environnementaux (notamment sédimentologie et courantologie) et biologiques (peuplements d'invertébrés associés). Afin de caractériser la variabilité des communautés de poissons dans l'espace et dans le temps, deux séries de prélèvements ont été effectuées durant les mois d'avril (printemps) et de juin (été) 2007. Au total, 17 espèces de poissons ont été récoltées sur la zone. Les communautés ichtyologiques de Beauduc sont fortement structurées par la composante saisonnière, tandis que les deux composantes spatiales étudiées (profondeurs et sites) ont un rôle mineur -à l'échelle spatio-temporelle étudiée- dans l'organisation de l'ichtyofaune. La dominance de la composante saisonnière est liée principalement au recrutement estival des juvéniles dans la zone d'étude, comme pour *Arnoglossus laterna*, *Buglossidium luteum* et *Gobius niger*. Ces résultats suggèrent que le golfe de Beauduc joue probablement un rôle important de nourricerie pour les poissons des fonds meubles de la région camarguaise. La distribution spatiale semble surtout liée à la granulométrie des sédiments, tandis que les peuplements d'invertébrés associés, qui sont pourtant des proies potentielles pour les poissons, n'apparaissent pas avoir un rôle déterminant.

ABSTRACT. - First investigations on the spatial and seasonal structure of fish assemblages on soft bottoms of the Gulf of Beauduc (Camargue, France).

The present study is the first to focus on the ichthyofauna of the Camargue Natural Regional Park, located close to the Rhone delta, at depths from 10 to 20 m. Most studies performed on soft-bottom areas have been fishing-focused towards a limited number of species of commercial interest. Studies focusing on soft-bottom fish communities seem to be a complement to the work already done on these biotopes, particularly in shallow water areas, which probably serve as nursery grounds for numerous fish species. Available data on such biotopes in the north-western Mediterranean Sea focused on commercially valuable fish from the continental shelf at large spatial scales, while studies focusing on shallow fish assemblage were rare. Our aim was to fill this gap, in an area characterized by strong river inputs and by poor acceptance of the trawling ban within the 3 nautical miles coastal band. Two series of samples were collected, in spring and summer 2007, at two sites of the Gulf of Beauduc. They were performed at two depths with a small beam-trawl. Invertebrates and sediments were also sampled with a grab. A total of 17 species were caught. Fish assemblages were mainly structured by the seasonal component with a higher density in summer than in spring, whereas the spatial components (i.e., depth and site) appeared to be less important. The dominance of the seasonal component over the temporal ones is due to a small number of species, such as *Arnoglossus laterna*, *Eutrigla gurnardus* and *Lesueurigobius suerii*. The spatial structure is due to juveniles of Triglidae, *Deltentosteus quadrimaculatus*, *Gobius niger* and *Pomatoschistus knerii*. The five most abundant species, i.e., *A. laterna*, *Buglossidium luteum*, *G. niger*, *P. minutus* and *Callionymus risso*, showed a strong recruitment of juveniles in summer at both sites and at both depths. The latter observations strongly suggest that the expected role of the gulf as nursery was not restricted to shallow waters (0-5 m) as expected previously. The recruitment of juvenile fish at 10 and 20 m could be due to the high turbidity of coastal waters. This turbidity could offer protection for juveniles against predators, which are, in addition, intensively fished in this area. An unsolved point in our study concerns invertebrates and their role as potential prey. We found diverse invertebrate assemblages in the whole gulf but without any clear link with fish distribution. This could be due to the use of gear that was not well suited to sample invertebrates. The western part of the gulf is mainly composed of mud, which could favour the abundance of *Arnoglossus laterna* and *Gobius niger* at this site. The eastern part of the gulf has a higher percentage of sand in sediments, and could favour species preferring sandy-bottom such as *Buglossidium luteum*. It should be kept in mind that the current work, despite being a pioneering study in this area, was conducted at a limited scale, in particular with regard to the temporal fluctuations. Further research is needed on the ichthyofauna of this gulf to validate the spatio-temporal structure found.

Key words. - Soleidae - Bothidae - Gobiidae - MED - Gulf of Beauduc - Seasonal recruitment - Muddy sediments.

(1) Parc naturel régional de Camargue, Mas du pont de Rousty, Route des Saintes-Maries-de-la-Mer, 13200 Arles, FRANCE. [littoral@parc-camargue.fr]

(2) Université de la Méditerranée, Centre d'Océanologie de Marseille, UMR CNRS 6540 DIMAR, Campus de Luminy, Case 901, 13288 Marseille CEDEX 9, FRANCE. [yves.letourneur@univmed.fr]

Les zones marines côtières situées à proximité de l'embouchure des fleuves, comme le golfe du Lion, sont parmi les écosystèmes marins les plus productifs du monde et les fonds meubles qui constituent la plupart de ces substrats abritent de larges populations d'espèces de poissons d'intérêt commercial et représentent des sites appropriés aux arts traînants. De par ce type de caractéristiques particulières, le golfe du Lion est soumis à une pression de pêche très marquée. Bien que ces zones soient relativement bien étudiées à l'échelle mondiale pour ce qui concerne les captures de poissons démersaux (Gaertner *et al*., 1998, 2005 ; Lloret *et al*., 2002), le manque d'études sur les communautés macrobenthiques *sensu lato* des fonds meubles est malgré tout flagrant, en particulier en Méditerranée (Gaertner *et al*., 1998 ; Letourneur *et al*., 2001 ; Darnaude, 2005). Le manque de ce type d'information est peut être l'une des causes majeures des difficultés rencontrées dans la gestion des pêcheries et la conservation des écosystèmes à fonds meubles (Pauly *et al*., 1998; Pipitone *et al*., 2000 ; Gaertner *et al*., 2005).

Au large du débouché du Rhône, l'enrichissement en sels nutritifs et éléments particulaires d'origine terrigène provoque un développement de la production primaire qui se répercute sur l'ensemble des écosystèmes pélagiques (Moutin *et al*., 1998; Sempéré *et al*., 2000) et benthiques (Salen-Picard et Arhlac, 2002; Salen-Picard *et al*., 2002 ; Bautista-Vega, 2008) du plateau continental du golfe du Lion. De par sa situation géographique, le littoral Camarguais est soumis à l'influence des apports du Rhône qui viennent enrichir la zone marine, en particulier le golfe de Beauduc qui est une zone de nourricerie supposée importante pour les poissons (Heloin, 2004). Il en va de même pour le golfe de Fos, qui abrite une ichtyofaune diversifiée (Letourneur *et al*., 2001). Par ailleurs, le golfe de Beauduc subit un chalutage infractionnel quasi-quotidien dans la zone des 3 milles nautiques pourtant théoriquement à l'abri de l'intrusion des chalutiers. Le Parc naturel régional de Camargue (PNRC), dont la limite d'action s'étend en mer jusqu'aux 3 milles nautiques des côtes, conscient de l'importance économique, biologique et écologique de son patrimoine marin, s'engage depuis plusieurs années dans des actions de gestion halieutique (BRL, 2001) et d'inventaires des communautés ichtyologiques dans les premiers mètres d'eau (Heloin, 2004), avec pour objectif de mettre en place, à terme, une véritable zone marine protégée à l'intérieur du golfe de Beauduc. Malgré quelques travaux effectués antérieurement sur les communautés macrobenthiques *sensu lato* (Massé, 1972; Harmelin-Vivien, données non publiées), le golfe de Beauduc a globalement été très peu étudié. Les objectifs de cette étude sont donc (1) de caractériser les peuplements ichtyologiques et leur variabilité à petite échelle dans l'espace et dans le temps, et (2) d'évaluer l'importance de facteurs environnementaux et biologiques susceptibles d'influer sur la structuration de ces peuplements.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Site d'étude

Le golfe de Beauduc est situé dans la partie nord-est du golfe du Lion (Méditerranée Nord-Occidentale), à environ 70 km à l'ouest de Marseille, à proximité immédiate du débouché du "petit Rhône" (Fig. 1). De part sa morphologie, le régime des vents et la courantologie *in situ*, le golfe de Beauduc constitue une zone de mode calme à fort temps de résidence des masses d'eau (Millet, comm. pers). La proximité du Rhône favorise par ailleurs le développement phytoplanctonique, créant un enrichissement permanent de la colonne d'eau qui se répercute sur l'écosystème *via* la chaîne trophique et favorise le succès du recrutement et donc le rôle supposé de nourricerie du golfe (Salen-Picard, 2004). De plus, ce golfe est soumis aux régimes des vents dominants N-NW (le mistral). Il est également soumis à l'influence des apports continentaux d'eau douce du Rhône (environ 1700 m^3/s en moyenne ; Lochet et Leveau, 1990), de matière organique, particulaire et dissoute, et de sédiments (soit environ 7,4 x 10^6 tonnes/an de matériel terrigène ; Pont *et al*., 2002), à l'ouest par le "Grand Rhône" (90% du débit du fleuve) et à l'est par le "Petit Rhône" (10% du débit).

La nature des fonds du golfe est directement liée aux conditions hydrodynamiques du milieu. À proximité de l'embouchure, le dépôt des sédiments se fait en fonction de leur granulométrie (Bellan-Santini *et al*., 1994). Les apports du

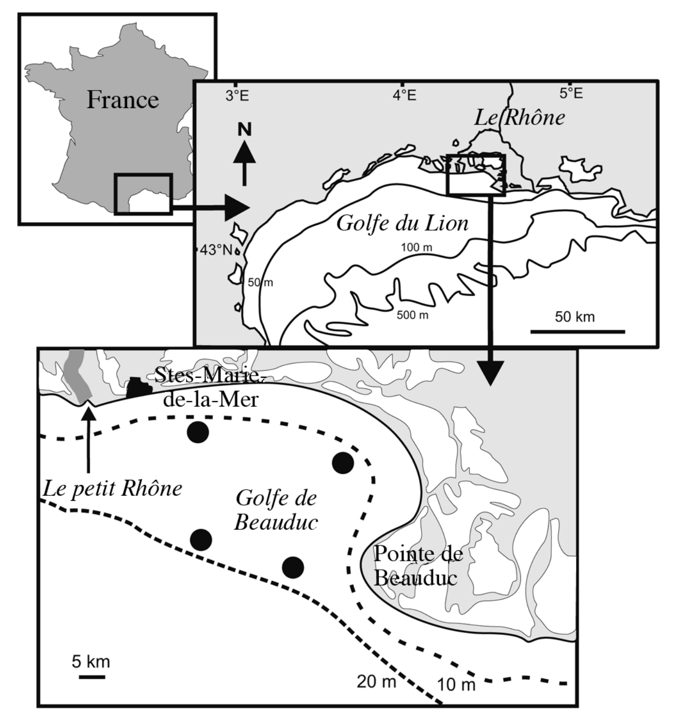


Figure 1. - Localisation des sites échantillonnés (●) dans le golfe de Beauduc, sur les côtes françaises de Méditerranée. *[Location of sampled sites (●) in the Gulf of Beauduc.]*

"Grand Rhône" sont déviés vers l'ouest par le courant géostrophique liguro-provençal. Les sables sont déposés en premier au large de la pointe de Beauduc et les particules plus fines (silts et argiles) sont entraînées à l'intérieur du golfe par une branche giratoire du courant géostrophique. Au débouché du "Petit Rhône", les particules fines décantent dans la partie ouest du golfe qui est plus calme que la partie est, à partir de 5-10 m de profondeur (Blanc *et al.*, 1969 ; Millet, comm. pers.). Les fractions sableuses sont déposées dans les zones plus agitées soumises aux transferts littoraux et courants de dérive sur la bande côtière du littoral camarguais.

Méthodes d'échantillonnage

Quatre stations ont été choisies pour cette étude à l'ouest et à l'est du golfe, aux profondeurs 10 et 20 m (Fig. 1). Afin de caractériser les peuplements ichtyologiques, les échantillonnages ont été effectués aux mois d'avril (printemps) et de juin (été) 2007 avec un petit chalut lesté (gangui) d'ouverture de bouche de 1,50 x 0,50 m et une maille étirée de 8 mm, selon le modèle mis au point par Harmelin-Vivien (1981). Sur chaque station, 3 traits de chalut ont été effectués pendant 15 minutes, le bateau ayant une vitesse de 2 nœuds. La surface chalutée par trait de chalut a ainsi été estimée à 1389 m^2. Les poissons capturés ont été placés dans des glacières réfrigérées à bord, puis congelés dès le retour au laboratoire pour analyse ultérieure. Chaque individu a ensuite été identifié et mesuré au mm près. Le gangui utilisé est cependant un engin sélectif qui n'est pas très bien adapté pour les espèces ou individus de grandes tailles et à grande mobilité. Il est donc probable que ces grands individus et grandes espèces aient été sous-échantillonnées. Tous les invertébrés également récoltés lors de ces traits ont été conservés dans des glacières réfrigérées, puis identifiés au laboratoire, afin d'évaluer la richesse spécifique et la densité des peuplements d'invertébrés. Le gangui n'étant pas non plus bien adapté aux prélèvements d'invertébrés, un échantillonnage complémentaire a été réalisé avec une drague de type 'Charcot' (1 trait de 15 minutes par station et par saison) afin d'avoir une approche plus réaliste des peuplements d'invertébrés, notamment les espèces épi-endogées. Néanmoins, cette drague peut être rapidement colmatée selon le type de sédiment rencontré, entraînant une mauvaise représentation des espèces peu abondantes. Comme toute méthode de prélèvement, les engins utilisés dans ce travail (gangui et drague) comportent donc des biais quant à la représentativité réelle de certaines espèces qui ont probablement été sous-échantillonnées.

Des échantillons de sédiment ont également été prélevés sur chaque station pour une analyse granulométrique. Après rinçage à l'eau claire, les échantillons ont été mis à l'étuve à 60°C pendant 24 heures, puis analysés.

Analyse des données

Afin d'extraire l'essentiel de l'information contenue dans les données, une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée à partir des données de densités de poissons durant les deux périodes échantillonnées. Chaque axe factoriel obtenu est caractérisé par un taux d'inertie qui exprime le pourcentage de l'information globale (variance) qu'il explique. L'ACP utilise la distance euclidienne et permet de distinguer les groupes de stations (observations) par niveau d'abondance similaire.

Les données de densité ont montré une distribution qui ne suit pas une loi normale (test de normalité de Kolmogorov-Smirnov), et un test non paramétrique de Mann-Whitney a donc été choisi pour comparer les moyennes des échantillons deux à deux en fonction des composantes saisonnières (printemps *vs* été) et spatiales (est *vs* ouest, et 10 m *vs* 20 m). La comparaison des structures de taille entre les deux saisons a été réalisée par un test du χ^2.

RÉSULTATS

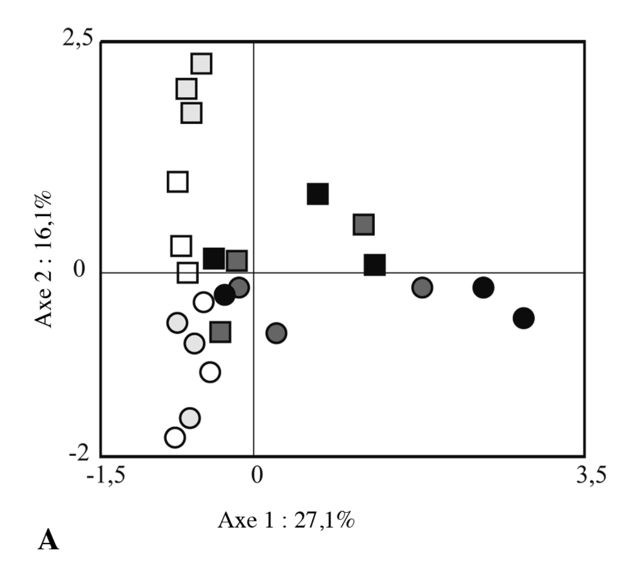
Les stations "ouest" sont largement dominées par une fraction fine (< 63 μm) montrant un envasement important de ce secteur (débouché du petit Rhône). Les stations "est" sont caractérisées par une plus forte proportion des sables vaseux (Tab. I).

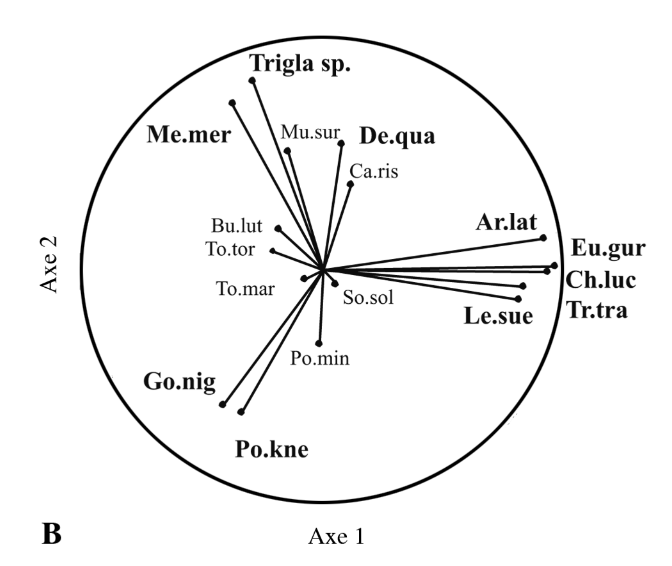
Structure générale des peuplements ichtyologiques

Sur l'axe 1 du premier plan factoriel, qui représente plus de 43% de l'inertie totale, les stations sont clairement réparties selon une distribution saisonnière printemps-été (Fig. 2A). La dimension saisonnière est donc nettement dominante sur les composantes spatiales, à l'échelle de cette étude. L'axe 2 sépare quant à lui les stations en fonction de l'espace mais de manière peu claire, avec en particulier une certaine difficulté à distinguer l'importance relative de la composante Est-Ouest par rapport à la composante 10-20 m (Fig. 2A). L'analyse de la distribution des espèces sur le cercle de corrélations

Tableau I. - Caractéristiques granulométriques des sédiments récoltés dans le golfe de Beauduc. *[Granulometric characteristics of the sediments of the Gulf of Beauduc.]*

	Stations			
Fractions (%)	Ouest - 10 m	Ouest - 20 m	Est - 10 m	Est - 20 m
Argiles (< 2 μm)	4,8	6,5	3,3	2,4
Fraction fine (2 - 63 μm)	76,6	78,3	64,5	42,8
Sables fins (63 - 250 μm)	17,9	14,9	30,8	54,4
Sables grossiers (250 - 2000 μm)	0,7	0,3	1,4	0,4





		Axe 1	Axe 2
Arnoglossus laterna	Ar.lat	**18,3**	0,6
Trigla sp. juv.		1,8	**23,6**
Chelidonichthys lucernus	Ch.luc	**19,1**	0,0
Eutrigla gurnardus	Eu.gur	**20,4**	0,0
Gobius niger	Go.nig	3,7	**12,2**
Pomatoschistus knerii	Po.kne	2,5	**13,5**
Lesueurigobius suerii	Le.sue	**15,2**	0,2
Deltentosteus quadrimaculatus	De.qua	0,1	**10,5**
Deltentosteus quadrimaculatus	Me.mer	1,5	**19,9**
Mullus surmuletus	Mu.sur	0,5	9,4
Trachurus trachurus	Tr.tra	**14,8**	0,2

C

Figure 2. - Résultats de l'analyse en composantes principales réalisée sur les densités des espèces de poissons. **A** : Projection des différents chalutages sur le premier plan de l'ACP, avec ● = Ouest, été, 10 m ; ● = Ouest, été, 20 m ; ○ = Ouest, printemps, 10 m ; ○ = Ouest, printemps, 20 m ; ■ = Est, été, 10 m ; ■ = Est, été, 20 m ; □ = Est, printemps, 10 m ; □ = Est, printemps, 20 m. **B** : Projection des espèces sur le cercle de corrélations. **C** : Contribution des espèces à la construction des axes 1 et 2, exprimée en pourcentage de l'inertie totale de chaque axe. Seules les espèces ayant une contribution > 5% sont mentionnées, et celles ayant une contribution > 10% sont en gras. *[Results of the principal component analysis realized on fish density data.* ***A****: Projection of samples on the first plan of the PCA, with ● = West, summer, 10 m; ● = West, summer, 20 m; ○ = West, spring, 10 m; ○ = West, spring, 20 m; ■ = East, summer, 10 m; ■ = East, summer, 20 m; □ = East, spring, 10 m; □ = East, spring, 20 m.* ***B****: Projection of species on the correlation circle.* ***C****: Contribution of species to the construction of axes 1 and 2, expressed in percentage of total inertia of each axis. Only species having a contribution > 5% are mentioned, with those having a contribution > 10% are in bold characters.]*

de l'ACP montre que les densités de certaines espèces de poissons sont liées à la distribution spatio-temporelle (Fig. 2B, 2C). Pour l'axe 1 (dimension saisonnière), il s'agit notamment d'*Arnoglossus laterna*, des Triglidae *Chelidonichthys lucernus* et *Eutrigla gurnardus*, de *Trachurus trachurus* et de *Lesueurigobius suerii* qui sont des espèces caractérisant la période estivale. Pour l'axe 2 (dimensions spatiales), les espèces qui y contribuent le plus sont des juvéniles indéterminés de Triglidae, *Merluccius merluccius*, et *Deltentosteus quadrimaculatus*. Ces espèces qui caractérisent surtout les stations Est à 20 m ne sont toutefois représentées que par un faible nombre d'individus. Les Gobiidae *Gobius niger* et *Pomatoschistus knerii* contribuent également à la formation de cet axe 2, et caractérisent plutôt les stations Ouest à 10 m.

Variations saisonnières

Parmi les 17 espèces de poissons récoltées, seulement 9 ont été prélevées aux deux saisons. Il s'agit de plus, pour 5 d'entre elles, d'espèces ayant montré les plus fortes densités moyennes (Tab. II) et qui représentent, sur les deux saisons, plus de 90% de la densité totale. La variation saisonnière de la densité totale n'a pas été significative, ainsi que pour la densité de 4 des 5 espèces principales, y compris *Arnoglossus laterna* qui a pourtant présenté une densité moyenne deux fois plus forte en été (Tab. II). Seule la densité moyenne de *Gobius niger* a varié de manière significative entre le printemps et l'été, avec une baisse de 60% de la densité moyenne entre les deux séries de prélèvements.

Pour les 5 espèces les plus abondantes, la variation saisonnière de la structure de taille des individus a été marquée (Fig. 3) et les tests du χ^2 ont montré que ces variations saisonnières sont hautement significatives ($p < 0,0001$) pour les cinq espèces. Pour *A. laterna*, deux cohortes sont distinctes en été (juin), ce qui est dû à l'apparition importante de juvéniles ($L_T \leq 60$ mm) dans la population à cette saison, bien

Famille et espèce	Printemps		Été		Significativité
	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	
Torpedinidae					
Torpedo marmorata	0,0	0,0	0,6	2,1	-
Torpedo torpedo	2,4	4,7	0,0	0,0	-
Gadidae					
Merluccius merluccius	1,8	3,3	0,6	2,1	ns
Callionymidae					
Callionymus risso	50,4	31,3	35,7	23,2	ns
Carangidae					
Trachurus trachurus	0,0	0,0	1,8	4,2	-
Gobiidae					
Deltentosteus quadrimaculatus	1,2	2,8	1,2	2,8	ns
Gobius niger	121,2	73,4	51,0	42,6	**
Lesueurigobius suerii	0,0	0,0	12,0	22,2	-
Pomatoschistus knerii	12,6	18,2	0,0	0,0	-
Pomatoschistus minutus	57,0	46,2	76,5	77,3	ns
Mullidae					
Mullus surmuletus	0,6	2,1	0,0	0,0	-
Triglidae					
Eutrigla gurnardus	0,0	0,0	7,2	8,7	-
Trigla lucerna	0,0	0,0	39,0	36,0	-
Trigla sp. (juvéniles)	11,4	15,8	0,0	0,0	-
Bothidae					
Arnoglossus laterna	152,4	36,9	323,7	215,5	ns
Soleidae					
Buglossidium luteum	80,4	103,7	51,3	42,5	ns
Solea solea	0,6	2,1	1,2	2,8	ns
Total	**492,0**	**131,2**	**601,8**	**296,6**	ns

Tableau II. - Densités moyennes (individus par hectare) et écart-types des espèces capturées dans le golfe de Beauduc au printemps et en été. Seules les espèces présentes lors des deux saisons ont fait l'objet d'une comparaison statistique (test de Mann-Whitney) de leurs densités. Significativité du test : ns = non significatif ; **= p < 0,01 ; - indique que le test n'a pas été réalisé. *[Mean densities (individuals per hectare) and standard-deviation for the species caught in the Gulf of Beauduc during spring and summer. Only the densities of species caught during both seasons were tested (Mann-Whitney test). Significance: ns = non significant; ** = p < 0.01; - indicates that the test was not realized.]*

que les adultes ($L_T > 60$ mm) soient toujours abondants, quelle que soit la saison. Chez *B. luteum*, le même schéma que pour *A. laterna* est observé en été avec une arrivée importante de petits juvéniles ($L_T \leq 50$ mm). Les juvéniles de plus d'un an (50-70 mm) sont surtout présents au printemps (avril), tandis que les adultes (LT > 70 mm) sont moins abondants mais présents aux deux saisons (Fig. 3).

Pour *G. niger*, les juvéniles ($L_T \leq 60$ mm) sont capturés essentiellement au printemps, mais également en été quoique avec une plus faible abondance à cette saison. Les adultes ($L_T > 60$ mm) représentent la majorité des individus prélevés en été. Chez *P. minutus*, les juvéniles ($L_T \leq 40$ mm) sont principalement capturés en été (Fig. 3). Les adultes ($L_T > 40$ mm) sont présents quelle que soit la saison.

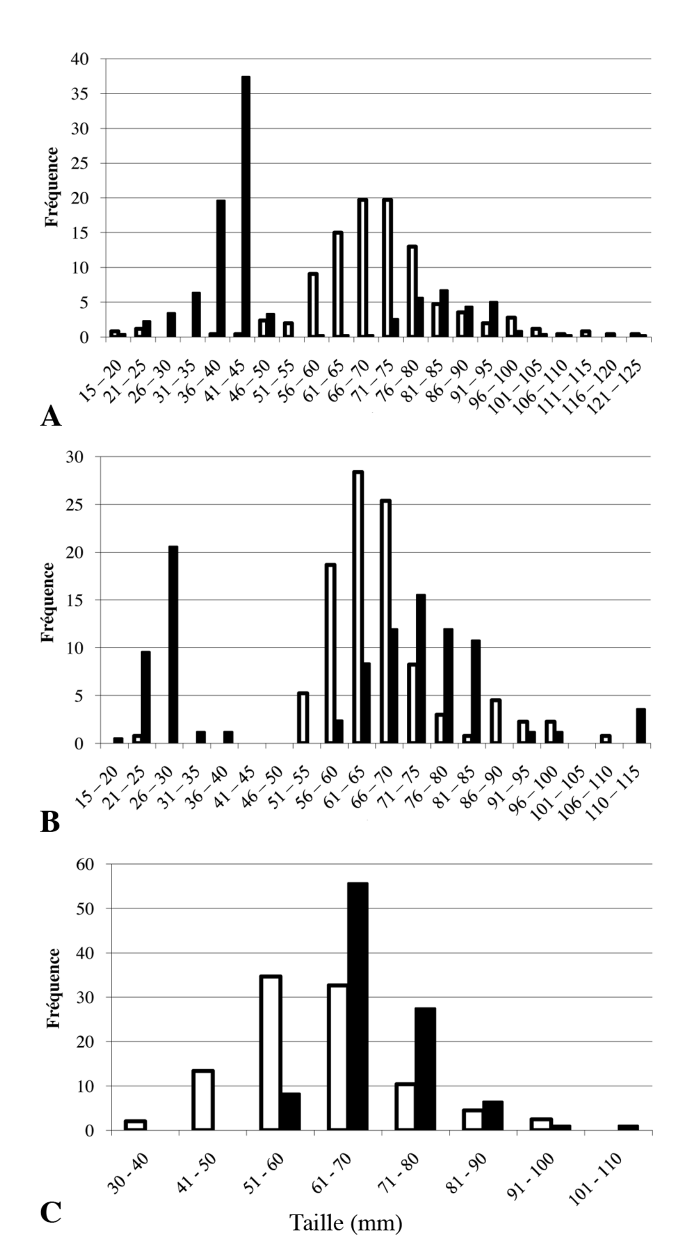
Pour *C. risso*, les juvéniles ($L_T \leq 40$ mm) sont capturés uniquement l'été. Les adultes ($L_T > 40$ mm) sont présents aux deux saisons mais avec de plus fortes densités au printemps. Les autres espèces ont été récoltées de manière plus ponctuelle, en faible abondance et/ou à une seule saison. La majorité d'entre elles (*Solea solea*, les Triglidae, les Torpedinidae, *Merluccius merluccius*, *Mullus surmuletus* et *Trachurus trachurus*) sont représentées par des individus juvéniles.

Variations spatiales

Entre 10 et 20 m de profondeur, seule la densité moyenne d'*A. laterna* varie de manière significative ; les autres espèces ne présentent pas de différence significative de densité selon la profondeur (Tab. III). Selon le site, seuls *G. niger* et *B. luteum* présentent des densités significativement plus fortes à l'Ouest et à l'Est du golfe, respectivement (Tab. IV). En effet, 70% des individus de *G. niger* ont été récoltés à l'Ouest du golfe, et 88% des individus de *B. luteum* l'ont été à l'Est.

DISCUSSION

La dominance des variations saisonnières sur les variations spatiales contraste fortement avec ce qui est connu habituellement pour les peuplements de poissons et, en particulier, en Méditerranée nord-occidentale où l'on observe



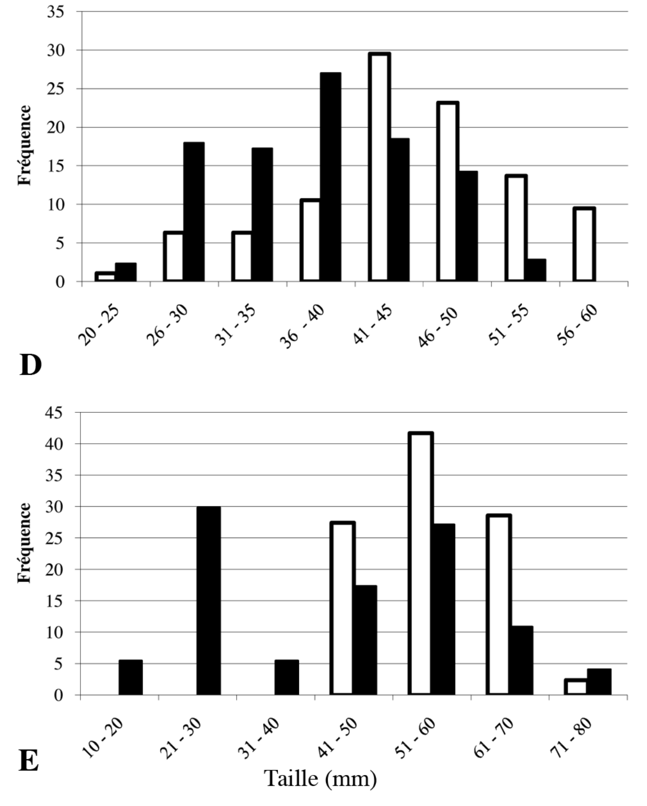


Figure 3. - Structure de taille (Lt) des cinq espèces les plus abondantes dans le golfe de Beauduc au printemps (blanc) et en été (noir), exprimée en pourcentage du nombre total d'individus capturé à chaque saison. **A** : *Arnoglossus laterna* ; **B** : *Buglossidium luteum* ; **C** : *Gobius niger* ; **D** : *Pomatoschistus minutus* et **E** : *Callionymus risso*. *[Size structure (Lt) for the five most abundant fish species in the Gulf of Beauduc during spring (white) and summer (black), expressed in percentage of the total number of individuals caught in each season.]*

généralement des variations temporelles moins marquées que les fluctuations dans l'espace (Gaertner, 2000 ; Letourneur *et al*., 2001 ; Gaertner *et al*., 2005). Il est possible que nos résultats soient à relier à des échelles spatiales et surtout temporelles de l'étude trop restreintes plutôt qu'à une réelle dominance de la composante temporelle sur la composante spatiale et il sera nécessaire de clarifier ce point à l'avenir.

Variations saisonnières

Les variations saisonnières observées pour les peuplements de poissons sont probablement surtout liées au cycle de vie des espèces et en particulier au recrutement des juvéniles, notamment en été. La présence importante de juvéniles, en particulier pour les espèces de poissons plats, est en accord avec les données récoltées à Fos-sur-Mer (Letourneur *et al.,* 2001). Le même schéma saisonnier y a été observé, les plus petits juvéniles sont essentiellement capturés entre 5 et 20 m dans les petits fonds sableux de mai à juin pour *A. laterna* et de juin à juillet pour *B. luteum,* tandis que les adultes de ces espèces se retrouvent entre 30 et 50 m de fond (Darnaude, 2003). Cela se retrouve également dans le golfe de Beauduc et de façon plus marquée à l'Est, en particulier à 20 m, où les sédiments sont plus sableux. Pour *S. solea,* bien qu'en période de recrutement au moment des prélèvements, les plus petits individus n'ont pas été capturés car ils recrutent essentiellement dans la zone des 0-2 m sur le littoral sableux, avant de migrer progressivement vers des zones plus profondes à la fin de l'été (Darnaude, 2003). *Gobius*

	10 m		20 m		Significativité
Espèce	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	
Torpedinidae					
Torpedo marmorata	0,6	2,1	0,0	0,0	-
Torpedo torpedo	2,4	4,7	0,0	0,0	-
Gadidae					
Merluccius merluccius	0,6	2,1	1,8	3,3	ns
Callionymidae					
Callionymus risso	37,2	30,5	48,9	25,1	ns
Carangidae					
Trachurus trachurus	0,0	0,0	1,8	4,2	-
Gobiidae					
Deltentosteus quadrimaculatus	0,0	0,0	2,4	3,5	-
Gobius niger	109,2	78,7	63,0	50,2	ns
Lesueurigobius suerii	0,0	0,0	12,0	22,2	-
Pomatoschistus knerii	9,0	18,2	3,6	8,4	ns
Pomatoschistus minutus	91,8	74,9	41,7	36,7	ns
Mullidae					
Mullus surmuletus	0,0	0,0	0,6	2,1	-
Triglidae					
Eutrigla gurnardus	0,0	0,0	7,2	8,7	-
Trigla lucerna	4,8	12,8	34,2	38,6	ns
Trigla sp. (juvéniles)	2,4	8,3	9,0	15,1	ns
Bothidae					
Arnoglossus laterna	144,0	69,3	332,1	199,2	**
Soleidae					
Buglossidium luteum	97,2	97,5	34,5	37,0	ns
Solea solea	1,2	2,8	0,6	2,1	ns
Total	**500,4**	**186,4**	**593,4**	**268,9**	ns

Tableau III. - Densités moyennes (individus par hectare) et écart-types des espèces capturées dans le golfe de Beauduc à 10 m et à 20 m. Seules les espèces présentes aux deux profondeurs ont fait l'objet d'une comparaison statistique (test de Mann-Whitney) de leurs densités. Significativité du test : ns = non significatif ; ** = p < 0,01 ; - indique que le test n'a pas été réalisé. *[Mean densities (individuals per hectare) and standard-deviation for the species caught in the Gulf of Beauduc at 10 and 20 m depths. Only the densities of species caught at both depths were tested (Mann-Whitney test). Significance: ns = non significant; ** = p < 0.01; - indicates that the test was not realized.]*

niger est une espèce commune des fonds meubles, qui se reproduit en mer et qui utilise parfois les étangs et lagunes littorales quand la salinité est supérieure à 10 (Pampoulie *et al*., 1999). Elle est en période de reproduction de mars à septembre. Durant cette période, la croissance des juvéniles est rapide, l'effort reproducteur est élevé et les pontes répétées. À Beauduc, l'arrivée de juvéniles et de subadultes en avril et la proportion élevée d'individus entre 60 et 70 mm (LT) observée en juin (taille de la première maturité sexuelle), sont en accord avec ces données. *Pomatoschistus minutus* est quant à elle une espèce annuelle principalement lagunaire mais qui se reproduit et meurt en mer (Bouchereau *et al.*, 1989). En fin de période de reproduction lors des échantillonnages, les individus récoltés sont probablement des juvéniles en période de forte croissance, tandis que les adultes, peu présents, commencent à mourir. Ces différents éléments liés à la biologie de ces principales espèces vont bien dans le sens de l'hypothèse du rôle de nourricerie que joue le golfe de Beauduc pour les espèces benthiques sur les 10-20 m, mais aussi sans doute pour d'autres espèces démersales et pélagiques dans les premiers mètres d'eau (Héloin, 2004). D'après cet auteur, 63% des individus récoltés dans les premiers mètres d'eau du golfe étaient des juvéniles et appartenaient majoritairement à des espèces d'intérêt commercial, comme *Merluccius merluccius* présent sur la zone de 10-20 m. Le golfe de Beauduc possède donc des similitudes avec d'autres zones côtières deltaïques ou estuariennes, peu profondes et à fonds meubles. En effet, même si la richesse spécifique peut varier d'une zone à l'autre, le rôle de nourricerie, la dominance de petites espèces et/ou une bonne représentation des poissons plats sont souvent mentionnées comme des caractéristiques de ces zones côtières (Elliot et Dewailly, 1995 ; Cabral *et al*., 2007 ; Banaru, 2008 ; Dolbeth *et al*., 2008).

Variations spatiales

S'il reste raisonnable de penser que le recrutement est sans doute un facteur clé pour expliquer nos résultats saisonniers, on peut cependant se demander si les profondeurs étudiées ici correspondent toujours aux profondeurs usuelles

Tableau IV. - Densités moyennes (individus par hectare) et écart-types des espèces capturées dans le golfe de Beauduc sur les deux sites. Seules les espèces présentes dans les deux sites ont fait l'objet d'une comparaison statistique (test de Mann-Whitney) de leurs densités. Significativité du test : ns = non significatif ; * = p < 0,05 ; *** = p < 0,001 ; - indique que le test n'a pas été réalisé. *[Mean densities (individuals per hectare) and standard-deviation for the species caught in the Gulf of Beauduc on west and east sites. Only the densities of species caught on both sites were tested (Mann-Whitney test). Significance: ns = non significant;* = p < 0.05; *** = p < 0.001; - indicates that the test was not realized.]*

	Ouest		Est		Significativité
Espèce	Moyenne	Écart-type	Moyenne	Écart-type	
Torpedinidae					
Torpedo marmorata	0,0	0,0	0,6	2,1	-
Torpedo torpedo	0,0	0,0	2,4	4,7	-
Gadidae					
Merluccius merluccius	0,6	2,1	1,8	3,3	ns
Callionymidae					
Callionymus risso	35,7	25,0	50,4	29,9	ns
Carangidae					
Trachurus trachurus	1,8	4,2	0,0	0,0	-
Gobiidae					
Deltentosteus quadrimaculatus	0,0	0,0	2,4	3,5	-
Gobius niger	120,0	74,5	52,2	42,8	*
Lesueurigobius suerii	12,0	22,2	0,0	0,0	-
Pomatoschistus knerii	12,0	18,5	0,6	2,1	ns
Pomatoschistus minutus	56,1	60,3	77,4	66,6	ns
Mullidae					
Mullus surmuletus	0,0	0,0	0,6	2,1	-
Triglidae					
Eutrigla gurnardus	4,2	8,4	3,0	5,7	ns
Trigla lucerna	22,8	35,1	16,2	29,5	ns
Trigla sp. (juvéniles)	0,6	2,1	10,8	16,1	ns
Bothidae					
Arnoglossus laterna	227,1	194,1	249,0	160,8	ns
Soleidae					
Buglossidium luteum	15,3	22,1	116,4	83,4	***
Solea solea	0,0	0,0	1,8	3,3	-
Total	**508,2**	**283,7**	**585,6**	**167,3**	ns

Tableau V. - Richesse spécifique totale (RS) en invertébrés, gangui et drague confondues, richesse moyenne par trait (Rm), et densité moyenne (D) pour le gangui (en ind./ha) et la drague (en ind./10 L de sédiments) des peuplements d'invertébrés dans le golfe de Beauduc, aux deux saisons, aux deux profondeurs et sur les deux sites. Les écart-types sont entre parenthèses. *[Total species richness (RS) of invertebrates, both gears pooled together, mean species richness per sample (D) for the small trawl (ind./ha) and grab (indiv./10 L of sediments) in the Gulf of Beauduc, during both seasons, at the two depths and on the two sites. Standard deviations are in parentheses.]*

	RS	Gangui			Drague		
	totale	Rm	D	Taxon dominant	Rm	D	Taxon dominant
Printemps	70	17,8 (3,4)	1718 (1309)	*Anapagurus* spp.	7,8 (6,5)	203 (269)	Ampharetidae spp.
Été	93	16,9 (5,8)	1281 (529)	*Liocarcinus* spp.	14,5 (10,7)	166 (148)	*Dentalium inaequicostatum*
10 m	89	18,3 (5,2)	1734 (1173)	*Ophiura texturata*	11,3 (10,9)	28 (23)	*Dentalium inaequicostatum*
20 m	70	16,4 (4,1)	1262 (301)	*Anapagurus* spp.	11,0 (8,0)	344 (164)	*Turritella communis*
Ouest	74	18,5 (4,6)	1156 (510)	*Liocarcinus* spp.	4,0 (2,9)	215 (268)	*Turritella communis*
Est	88	16,3 (4,6)	1842 (1257)	*Ophiura texturata*	18,3 (6,4)	158 (139)	Ampharetidae spp.
Total	113	17,4 (4,7)	1499 (1002)		11,1 (8,9)	184 (202)	

pour le recrutement des jeunes individus. On admet en effet le plus souvent que les juvéniles de la plupart des espèces démersales littorales sélectionnent plutôt les premiers mètres d'eau, probablement car ils y trouvent leurs proies préférées en abondance (Darnaude *et al*., 2001) et/ou car ces premiers mètres d'eau comportent moins de prédateurs (Letourneur *et al*., 2001 ; Manderson *et al*., 2004). Mais il est aussi possible que la présence de juvéniles jusqu'à 20 m de profondeur tra-

duise un risque de prédation réduit (Hurst *et al*., 2007). Ceci serait alors le reflet de la forte pression de pêche dans tout le golfe du Lion, ce qui limiterait alors la densité des prédateurs potentiels, y compris à proximité immédiate du golfe de Beauduc. On sait en effet que la limite des 3 milles depuis la côte et dans laquelle le chalutage est interdit, n'est que rarement respectée, tout du moins dans cette région située à proximité du delta du Rhône.

Dans le Nord-Est du Pacifique, la distribution en profondeur des juvéniles de poissons plats semble surtout liée à l'intensité lumineuse, avec une préférence pour les petits fonds bien éclairés (Hurst *et al*., 2007). Dans le golfe de Beauduc, ce facteur lumière pourrait n'avoir qu'un rôle limité compte tenu de la forte turbidité des eaux sur toute la colonne d'eau liée aux apports rhodaniens, ce qui pourrait alors expliquer une distribution des juvéniles sur de plus grandes profondeurs. Une telle explication irait également dans le sens de la réduction du risque de prédation, les individus étant alors moins faciles à percevoir par les prédateurs. Toutefois, il reste possible que cela traduise aussi de bonnes capacités sensorielles de ces juvéniles qui pourraient alors utiliser une gamme de profondeurs importante, y compris en zone turbide, pour exploiter les proies présentes (Lester *et al*., 2004 ; Stoner *et al*., 2007). Mais cette hypothèse reste à confirmer car, à notre connaissance, les capacités sensorielles ne sont pas connues chez ces espèces, et en particulier chez les juvéniles.

Les phénomènes d'enrichissement et de confinement des masses d'eau du golfe de Beauduc liés aux apports rhodaniens, aux courants (géostrophique ou liés au vent) et à la morphologie du trait de côte vont favoriser le développement phytoplanctonique, créant un enrichissement permanent de la colonne d'eau qui peut ensuite se répercuter sur l'écosystème benthique *via* la chaîne trophique. La partie Ouest du golfe est soumise aux apports directs du "Petit Rhône" et, dans une moindre mesure, des étangs camarguais. Il s'agit donc d'une zone de décantation préférentielle, raison pour laquelle les vases sont très compactes (fraction pélitique > 80%). Celles-ci ne permettent pas l'installation d'une abondante macrofaune endogée qui se retrouve seulement dans la couche superficielle du sédiment. Une majorité d'espèces d'invertébrés dépositivores va s'installer dans ce type de biotope (Bellan-Santini *et al*., 1994), ainsi que des crustacés (pagures, galathées et crabes) à forte mobilité potentielle. À l'Est du golfe (notamment à 10 m), le gyre lié au vent permet un meilleur renouvellement des masses d'eau. Les espèces installées sont dans ce cas plutôt des suspensivores tels que les polychètes *Ampharetidae*. À la pointe de Beauduc (Est, à 20 m), la zone est plus agitée par le passage à proximité du courant liguro-provençal et l'action du vent et la fraction sableuse des sédiments y est donc plus importante. Ceci pourrait favoriser l'installation saisonnière et/ou la présence régulière d'une plus grande diversité de poissons ayant des affinités pour ce type de sédiments. Les assemblages de poissons entre ces deux zones Ouest et Est sont assez différents, la partie Ouest est dominée par *Arnoglossus laterna* et *Gobius niger*, espèces plutôt inféodées aux fonds vaseux, tandis qu'à l'Est *Buglossidium luteum*, espèce qui préfère les fonds vaso-sableux, prédomine largement (Darnaude *et al*., 2001).

Les différences dans la structure des peuplements sont sans doute également liées à la répartition des proies sur les fonds (Letourneur *et al.,* 2001). En effet, selon la dominance des espèces d'invertébrés, les espèces de poissons s'assemblent en fonction de leurs préférences alimentaires (crustacés, mollusques, polychètes ou petits poissons). Ceci a été observé pour les espèces de poissons plats sur les fonds au large du Rhône (Darnaude *et al*., 2001) où le partage des ressources se fait entre les différentes espèces, mais aussi entre les individus d'une même espèce selon leur stade de vie. Néanmoins, les données recueillies pour les invertébrés (Tab. V) restent délicates à utiliser dans le cadre de cette hypothèse d'autant que les engins utilisés ne permettent d'avoir qu'une approche incomplète de la structure spatio-temporelle et de la composition spécifique des peuplements d'invertébrés.

Les peuplements de poissons n'ont pas présenté de variation spatiale marquée des densités et de richesse spécifique, alors que l'ACP a pourtant nettement mis en évidence des variations tant temporelles que spatiales. Cela pourrait suggérer que l'échelle spatiale du golfe de Beauduc n'est pas suffisante pour discriminer nettement ces assemblages, bien que certaines espèces aient montré des variations significatives en fonction de la saison et/ou selon un gradient de profondeur (10-20 m) ou de localisation (Est-Ouest). Cela implique que cette structuration spatio-temporelle est déterminée par un petit nombre d'espèces. D'un point de vue temporel, il serait sans doute excessif de tirer des conclusions trop hâtives quant à la variabilité saisonnière des peuplements de poissons ; ceux-ci n'ayant été échantillonnés qu'à deux périodes, dont une au moins semble fortement caractériser le recrutement des juvéniles. Il apparaît donc nécessaire de poursuivre l'étude des peuplements ichtyologiques du secteur sur une plus longue période, à la fois durant l'année (variations saisonnières), mais aussi à plus long terme (variations inter-annuelles) afin d'avoir une meilleure perception de la façon dont s'organisent et fonctionnent ces peuplements. Par ailleurs, l'utilisation d'autres engins de prélèvements (chaluts à poissons et à crevettes, et/ou filets maillants par exemple) pourrait permettre de mieux appréhender la diversité et la structure des communautés benthiques de ce secteur.

Remerciements. - Ce travail a été réalisé dans le cadre d'un partenariat entre le PNRC et le CNRS (contrat n° 243-2007-05). Nous remercions l'équipage de l'Antédon II pour leur aide à bord, B.

Millet pour son aide à la compréhension de la courantologie locale, ainsi que les arbitres anonymes qui ont permis l'amélioration de ce manuscrit.

RÉFÉRENCES

BANARU D., 2008. - Influence des apports du Danube sur les réseaux trophiques des poissons des côtes roumaines (Mer Noire). *Cybium*, sous presse.

BAUTISTA-VEGA A.A., 2008. - Étude des réseaux trophiques aboutissant aux rougets méditerranéens (*Mullus barbatus* et *M. surmuletus*) par utilisation des isotopes stables. *Cybium,* 32(3): 264.

BELLAN-SANTINI D., LACAZE J.-C. & C. POIZAT, 1994. - Les Biocénoses marines et littorales de Méditerranée, Synthèse, Menaces et Perspectives. 246 p. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris.

BLANC F., LEVEAU M., K.H. SZEKIELDA, 1969. - Effets eutrophiques au débouché d'un grand fleuve (Grand Rhône). *Mar. Biol.*, 3: 233-242.

BOUCHEREAU J.-L., QUIGNARD J.-P., TOMASINI J.A., JOYEUX J.-C. & C. CHAPPE, 1989. - La population de *Pomatoschistus minutus* (Pallas, 1770) de la lagune de Mauguio, France. Paramètres démographiques et croissance individuelle. *Cah. Biol. Mar.*, 30: 487-514.

BRL, 2001. - Diagnostic préalable pour une gestion halieutique dans la zone marine du PNR de Camargue. 134 p. Rapport Bas-Rhône-Languedoc

CABRAL N.H., VASCONCELOS R.P., VINAGRE C., FRANCA S., FONSECA V., MAIA A., REIS-SANTOS P., LOPES M., RUANO M., CAMPOS J., FREITAS V., SANTOS P. & M.J. COSTA, 2007. - Relative importance of estuarine flatfish nurseries along the Portuguese coast, *J. Sea Res.,* 57: 209-217.

DARNAUDE A.M., 2003. - Apports fluviaux en zone côtière et réseaux trophiques marins benthiques : transfert de matière organique particulaire terrigène jusqu'aux poissons plats au large du Rhône. Thèse de Doctorat, 373 p. Univ. de la Méditerranée.

DARNAUDE A.M., 2005. - Fish ecology and terrestrial carbon use in coastal areas: Implications for marine fish production. *J. Anim. Ecol.*, 74: 864-876.

DARNAUDE A.M., HARMELIN-VIVIEN M.L. & C. SALEN-PICARD, 2001. - Food partitioning among flatfish (Pisces: Pleuronectiforms) juveniles in a Mediterranean coastal shallow sandy area. *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 81: 119-127.

DOLBETH M., MARTINHO F., VIEGAS I., CABRAL N.H. & M.A. PARDAL, 2008. - Estuarine production of resident and nursery fish species: Conditioning by drought events? *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78: 51-60.

ELLIOT M. & F. DEWAILLY, 1995. - The structure and components of European estuarine fish assemblages, *Neth. J. Aquat. Ecol.,* 29: 397-417.

GAERTNER J.-C., 2000. - Seasonal organization patterns of demersal assemblages in the Gulf of Lions (north-western Mediterranean Sea). *J. Mar. Biol. Ass. UK,* 80: 777-783.

GAERTNER J.-C., CHESSEL D. & J. BERTRAND, 1998. - Stability of spatial structures of demersal assemblages: A multitable approach. *Aquat. Living Res.*, 11: 75-85.

GAERTNER J.-C., BERTRAND, J.A., SAMANI D. & A. SOUPLET, 2005. - Spatio-temporal organization patterns of demersal assemblages of the east coast of Corsica (Mediterranean Sea). *Vie Milieu*, 55: 81-89.

HARMELIN-VIVIEN M.L., 1981. - Description d'un petit chalut à perche pour récolter la faune vagile des herbiers de posidonies. *Rapport Com. Int. Explor. Sci. Mer Médit.*, 27: 199-200.

HELOIN Y., 2004. - Pré inventaire qualitatif et premiers travaux sur la dynamique de poissons du golfe de Beauduc. 85 p. Rapport Parc naturel régional de Camargue.

HURST T.P., RYER C.H., RAMSEY J.M. & S.A. HAINES, 2007. - Divergent foraging strategies of three co-occurring north Pacific flatfishes. *Mar. Biol.*, 151: 1087-1098.

LESTER N.P., DEXTRASE A.J., KUSHNERIUK R.S., RAWSON M.R. & P.A. RYAN, 2004. - Light and temperature: Key factors affecting walleye abundance and production. *Trans. Am. Fish Soc.*, 133: 588–605.

LETOURNEUR Y., DARNAUDE A.M., SALEN-PICARD C. & M.L. HARMELIN-VIVIEN, 2001. - Spatial and temporal variations of fish assemblages in a shallow Mediterranean soft-bottom area (Gulf of Fos, France). *Oceanol. Acta*, 24: 273-285.

LLORET J., GIL DE SOLA L., SOUPLET A. & R. GALZIN, 2002. - Effects of large scale habitat variability on condition of demersal exploited fish in the northwest Mediterranean. *ICES J. Mar. Sci.*, 59: 1215-1227.

LOCHET F. & M. LEVEAU, 1990. - Transfers between an eutrophic ecosystem, the river Rhône, and an oligotrophic ecosystem, the north-western Mediterranean Sea. *Fish. Oceanogr.*, 207: 95-103.

MANDERSON J.P., PESSUTTI J.P., HILBERT J.G. & F. JUANES, 2004. - Shallow water predation risk for a juvenile flatfish (winter flounder; *Pseudopleuronectes americanus*, Walbaum) in a northwest Atlantic estuary. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 304: 137-157.

MASSÉ H., 1972. - Contribution à l'étude quantitative et dynamique de la macrofaune des peuplements des sables fins infralittoraux des côtes de Provence. *Bull. Soc. Ecol.*, III: 11-20.

MOUTIN T., RAIMBAULT P., GOLTERMAN H. & B. COSTE, 1998. - The input of nutrients by the Rhône River into the Mediterranean Sea: Recent observations and comparison with earlier data. *Hydrobiologia*, 373: 1-10.

PAMPOULIE C., PRIOUR F., BOUCHEREAU J.-L., ROSECCHI E. & A.J. CRIVELLI, 1999. - Reproductive traits of *Gobius niger* following a salinity stress: Is it really a sedentary lagoon species? *J. Mar. Biol. Ass. UK*, 79: 961-962.

PAULY D., CHRISTENSEN V., DALSGAARD J., FROESE R. & F. TORRES Jr., 1998. - Fishing down marine food webs. *Science*, 279: 860-863.

PIPITONE C., BADALAMENTI F., D'ANNA G. & B. PATTI, 2000. - Fish biomass increase after a four-year trawl ban in the Gulf of Castellammare (NW Sicily, Mediterranean Sea). *Fish. Res.*, 48: 23-30.

PONT D., SIMONET J.-P. & A.V. WALTER, 2002. - Medium-term changes in suspended sediment delivery to the ocean: consequences of catchment heterogeneity and river management (Rhône River, France). *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 54: 1-18.

SALEN-PICARD C., 2004. - Le benthos de Méditerranée et le Rhône : Une histoire qui dure. 8 p. Rapport Centre d'Océanologie de Marseille.

SALEN-PICARD C. & D. ARHLAC, 2002. - Long-term changes in a Mediterranean benthic community: Relationships between the polychaete assemblages and hydrological variations of the Rhone River. *Estuaries*, 25: 1121-1130.

SALEN-PICARD C., DARNAUDE A.M., ARHLAC D. & M.L. HARMELIN-VIVIEN, 2002. - Fluctuations of macrobenthic populations: A link between climate-driven river run-off and sole fishery yields in the Gulf of Lions. *Oecologia*, 133: 380-388.

SEMPÉRÉ R., CHARRIÈRE B., VAN WAMBEKE F. & G. CAUWET, 2000. - Carbon inputs of the Rhône River to the Mediterranean Sea: Biogeochemical implications. *Glob. Biogeoch. Cycles*, 14: 669-681.

STONER A.W., SPENCER M.L. & C.H. RYER, 2007. - Flatfish-habitat association in Alaska nursery grounds: Use of continuous video records for multi-scale spatial analysis. *J. Sea Res.*, 57: 137-150.

Reçu le 17 mars 2008.
Accepté pour publication le 30 septembre 2008.